Institut royal des Sciences naturelles de Belgique | Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

BULLETIN | MEDEDELINGEN

Tome XXXVI, n° 56 | Deel XXXVI, nr 56
Bruxelles, décembre 1960. | Brussel, december 1960.

A PROPOS DE L'APTERISME CHEZ LES CARINATES (AVES),

par René VERHEYEN (Bruxelles).

Les oiseaux « aptères », dont les ailes sont impropres à une locomotion aérienne, ne sont pas nombreux. Du point de vue développement de la surface portante, il y a lieu de reconnaître les trois catégories d'ailes suivantes :

1. oiseaux caractérisés par l'absence de rémiges : *Sphenisciformes;*
2. les rémiges sont présentes, mais elles sont dépourvues de vexilles résultant de la structure lâche des barbes : *Struthioniformes, Casoarii-formes, Rheiformes, Apterygiformes;*
3. les rémiges et leurs vexilles sont bien développés, mais la surface portante de l'aile est insuffisante pour permettre à l'oiseau de s'élever dans les airs et de s'y maintenir : *Nannopterum harrisi* (ROTHSCHILD), *Tachyeres pteneres* FORSTER, *Pinguinus impennis* (LINNÉ), *Strigops habroptilus* G. R. GRAY, *Centropelma micropterum* (GOULD) et *Raphus cucullatus* (LINNÉ), p. ex.

Suivant l'opinion généralement accréditée, les oiseaux « aptères » auraient des oiseaux volants comme ancêtres. Si cette hypothèse semble se vérifier pour les oiseaux « aptères » de la troisième catégorie, son extension aux deux premières catégories n'a pas recueilli l'agrément de tous les auteurs récents (LOWE 1928 et 1944, FRIANT 1946, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1958, VERHEYEN 1960). On peut même se demander s'il ne serait pas indiqué de reconsidérer le cas des Carinates aptères et de formuler l'hypothèse selon laquelle ces oiseaux seraient, au point de vue de la locomotion aérienne, des formes primitives plutôt que des formes dégénérées. Cette hypothèse de travail vaut sans aucun doute la peine d'être envisagée et, si elle se vérifie, il n'est pas exclu qu'elle remette en question le problème relatif à l'origine des Oiseaux.

Dans la présente contribution à ce problème, nous envisagerons les différentes tendances évolutives qui se manifestent dans les longueurs relatives (indices ostéométriques) des os principaux entrant dans la composition des membres. Mais pour pouvoir tirer des conclusions valables sur la portée d'une tendance évolutive en cours, il est d'importance capitale que les espèces étudiées comparativement soient phylogéniquement apparentées. Pour cette raison, nous avons pris soin de jumeler à l'oiseau « aptère » le groupe d'oiseaux volants dont le plan structural de base se rapproche le plus de celui du sujet d'étude. Précisons ensuite que les indices ostéométriques, dont il est question dans ce travail, ont déjà été l'objet de publication (VERHEYEN 1955 à 1960).

EXPOSE DES RESULTATS PARTIELS.

1. *Pinguinus impennis* fait partie du petit groupe de Pingouins réunis dans la sous-famille des *Alcinae/Alciformes* (VERHEYEN 1958, n° 45).

La comparaison est basée sur le comportement de 8 variables et la validité des conclusions, sur l'étendue du matériel examiné. Puisque les squelettes d'oiseaux « aptères » par rapport à la masse de peaux accumulées dans les collections des musées zoologiques ne sont que faiblement, sinon très rarement représentés, il est exclu de prouver la valeur d'un argument selon les méthodes statistiques. Pour cette raison, nous sommes amenés à conférer aux conclusions partielles et générales la valeur de suggestions ou d'hypothèses de travail.

L'index de locomotion (longueurs absolues de l'humérus + de l'ulna + du deuxième métacarpien/longueurs absolues du fémur + du tibiotarse + du tarso-métatarse) comporte la prise en considération de 6 variables, mais par rapport aux *Alcinae*, il se confirme que chez le Pingouin aptère, l'équilibre entre la longueur absolue de l'axe osseux du bras et celle de la patte s'est rompue à l'avantage de celle-ci. Précisons que le déséquilibre peut résulter soit d'un allongement de la patte, soit d'un raccourcissement du bras et que dans chaque membre le phénomène peut s'appliquer à chaque article pris isolément.

Mais si nous considérons l'index de locomotion des *Alcinae* (1,10-1,23) comme « la normale », nous devons admettre que celui du Pingouin aptère (0,84) trahit un raccourcissement alaire.

L'index longueur humérus/longueur fémur montre par rapport à la normale (1,60-1,79) que l'humérus s'est raccourci (1,43), bien qu'il n'est pas exclu que le fémur se soit quelque peu allongé.

L'index longueur humérus/longueur deuxième métacarpien montre clairement que par rapport à la normale (1,84-2,03) le deuxième métacarpien s'est également raccourci (2,38).

L'index longueur humérus/longueur ulna montre à son tour que, par rapport à la normale (1,22-1,34), l'ulna est marqué de régression (1,66) et même dans une mesure légèrement plus importante que ce n'est le cas pour le deuxième métacarpien.

Matériaux	Exemplaires	fémur / tibiotarse	fémur / tarso-métatarse	humérus / ulna	humérus / 2e métacarpien	humérus / fémur	index de locomotion	index pelvien	index largeur bassin / longueur fémur
Alcinae … … … … … … … … … …	7	0,56-0,58	1,19-1,28	1,22-1,34	1,84-2,03	1,60-1,79	1,10-1,23	0,28-0,31	0,47-0,53
Pinguinus impennis … … … … … …	1	0,59	1,35	1,66	2,38	1,43	0,84	—	—
Podicipedides … … … … … … … … …	9	0,37-0,57	0,60-1,00	1,06-1,15	1,93-2,35	1,69-2,60	1,02-1,23	0,17-0,24	0,31-0,40
Centropelma micropterum … … … …	1	0,49	0,84	1,32	2,50	1,56	0,80	0,23	0,36
Phalacrocoracidae … … … … … … …	15	0,52-0,63	0,91-1,04	0,94-0,98	2,00-2,20	2,27-2,73	1,42-1,78	0,27-0,40	0,57-0,78
Nannopterum harrisi … … … … … …	1	0,52	0,96	1,22	2,36	1,43	0,80	0,27	0,62
Somateriidae … … … … … … … … …	40	0,59-0,64	1,07-1,28	1,06-1,14	1,59-1,78	1,67-1,89	1,10-1,34	0,26-0,36	0,46-0,67
Tachyeres pteneres … … … … … …	1	0,64	1,22	1,29	1,93	1,49	1,00	0,37	0,65
Caloenididae … … … … … … … … …	10	0,62-0,70	0,83-1,18	0,80-0,84	1,44-1,77	1,16-1,22	0,91-1,04	0,51-0,63	0,73-0,82
Raphus cucullatus … … … … … … …	1	0,72	1,21	1,21	2,65	0,68	0,47	—	0,83
Platycercidae … … … … … … … … …	46	0,63-0,77	1,21-1,87	0,82-0,91	1,16-1,40	1,00-1,31	0,86-1,31	0,46-0,71	0,55-0,81
Strigops habroptilus … … … … … …	1	0,73	1,70	1,00	1,81	0,91	0,78	0,55	0,70

Tableau des indices ostéométriques relatifs aux Carinates aptères et à leurs proches parents.

En appliquant le même raisonnement aux articles constituant la patte, nous devons admettre que, par rapport à « la normale » *(Alcinae)*, le fémur et le tarso-métatarse chez le Pingouin aptère ont tendance à conserver les mêmes proportions, bien que le fémur semble quelque peu allongé par rapport au tarso-métatarse.

2. *Centropelma micropterum* fait partie des *Podicipedides*, un subordo des *Ralliformes* (VERHEYEN 1959).

Alors que chez le Grèbe microptère les proportions des articles osseux de la patte sont les mêmes que celles observées pour l'ensemble des Grèbes, il n'en est pas de même pour celles relatives au bras.

Nous constatons d'une part que le bras s'y trouve raccourci (cf. l'index de locomotion) et d'autre part que la réduction s'applique également à l'humérus (cf. index h/f). Il en résulte que la réduction des articles restants est en réalité plus importante que celle signalée par les chiffres et que l'ulna y a subi un raccourcissement relativement plus marquant que le deuxième métacarpien. Les indices pelvien et largeur bassin/longueur fémur suggèrent que la conformation de la ceinture pelvienne n'est pas affectée par un habitus spécial résultant de la réduction alaire.

3. *Nannopterum harrisi* fait partie des *Phalacrocoracidae* (une famille des *Anhingae*) appartenant à l'ordo des *Pelecaniformes* (VERHEYEN 1960, n° 25).

Quant aux pattes et à la ceinture pelvienne, nous avons les mêmes remarques à formuler que pour *Centropelma micropterum*, bien que dans le Cormoran aptère, la réduction alaire soit de beaucoup plus prononcée. En ce qui concerne l'écourtement de l'ulna et du 2me métacarpien, nous arrivons aux mêmes conclusions que pour le Grèbe microptère.

4. *Tachyeres pteneres* appartient à la famille des *Somateriidae*, du sous-ordre des *Anates* et de l'ordre des *Anseriformes* (VERHEYEN 1955, n° 38).

Le cas de ce canard marin est absolument identique à celui du Grèbe microptère.

Remarques. — L'interprétation des indices ostéométriques montre que chez les quatre Carinates aptères examinés comparativement, à savoir les *Pinguinus impennis*, *Centropelma micropterum*, *Nannopterum harrisi* et *Tachyeres pteneres*, les trois articles du bras (humérus, ulna et 2me métacarpien) sont, par rapport à leurs « normales » respectives, soit raccourcis suivant les mêmes principes (l'humérus un peu, le 2me métacarpien davantage et l'ulna le plus), soit constituant une phase initiale qui pourrait donner lieu, par développement ultérieur, à la phase volante.

Les quatre espèces « aptères » précitées sont des formes aquatiques dont la locomotion à la surface de l'eau ou en plongée est principalement

assumée par les pattes. En cela ils ne diffèrent en rien de leurs congénères volants, ce qui se confirme d'ailleurs par les séries d'indices ostéométriques relatifs aux articles de la patte et au bassin, qui sont apparentés dans les deux groupes comparés.

L'absence de la nécessité de voler n'est par conséquent pas une condition suffisante pour que les longueurs proportionnelles des os de leurs pattes s'en trouvent distinctement affectées. Le cas du Pingouin aptère est légèrement spécial puisque l'oiseau est de taille beaucoup plus grande que les oiseaux « normaux » faisant partie des *Alcinae*. Il est par conséquent intéressant de noter que chez cette espèce aquatique, le fémur et le tibiotarse, tout en s'allongeant, ont nettement tendance à conserver leurs proportions fondamentales alors que le tarso-métatarse s'en trouve, toutes proportions gardées, légèrement raccourci.

5. *Raphus cucullatus* fait partie de la famille des *Caloenididae*, une famille de l'ordre des *Columbiformes* (Verheyen 1957, n° 3).

En se basant uniquement sur les indices métriques relatifs aux os constituant la patte et au bassin, il y a lieu d'affirmer que le gigantisme, qui caractérise le Dodo, semble avoir influé très peu sur la conformation proportionelle des articles de la patte et que l'allongement des os, en rapport avec la taille de l'oiseau, s'est déroulé suivant une méthode qui se rapproche de l'isométrie.

A en juger d'après l'index de locomotion l'aile est, par contre, très courte. Tous les os y sont courts et leurs longueurs proportionnelles ne semblent pas refléter les conditions observées chez les oiseaux volants apparentés. Par rapport à ces derniers, le 2me métacarpien s'est le moins développé et non l'ulna, comme c'est le cas chez les oiseaux aquatiques dont il a été question plus haut.

6. *Strigops habroptilus* est le seul représentant de sa famille *(Strigopidae)* appartenant aux *Psittaciformes*. Son anatomie de base plaide en faveur d'un rapprochement, d'un côté, avec les *Kakatoeidae* primitifs et de l'autre avec les *Platycercidae* qui, par le phénomène de la paramorphogenèse, ont produit également des formes humicoles pratiquement « aptères » (Verheyen 1956, n° 55).

L'aptérisme chez le *Strigops* est moins prononcé que chez le Dodo. Mais toutes les constatations faites sur le Dodo se confirment pour *Strigops*. Son gigantisme relatif ne semble pas avoir eu d'influence sur les valeurs des indices ostéométriques qui concernent les différents os de la patte, alors que dans l'aile le 2me métacarpien est proportionnellement l'os le plus court, eu égard aux conditions « normales » observées chez les *Platycercidae*.

Remarques. — Les deux espèces traitées en dernier lieu sont des formes humicoles qui s'aident de leurs ailes pour maintenir l'équilibre pendant la progression. Ce rôle n'est pas plus important que celui dévolu

aux ailes des formes aquatiques « aptères ». Dès lors la question se pose de savoir pourquoi chez les formes humicoles « aptères » l'article du bras relativement le plus court est le 2me métacarpien, alors que chez les formes aquatiques « aptères », c'est l'ulna qui détient ce rôle.

L'aptérisme peut en effet avoir deux origines :

il peut résulter d'un remaniement opéré, dans le patrimoine génétique de l'oiseau volant, affectant le développement des membres antérieurs;

il peut représenter aussi un stade primaire dans l'évolution de l'aile de l'oiseau, précédant (dans la série morphologique) l'autre stade qui est l'homologue de la phase volante.

Dès lors, nous sommes autorisés à reconnaître dans les Carinates « aptères » les deux catégories suivantes :

celle groupant les espèces frappées génétiquement de réduction alaire : *Raphus cucullatus, Strigops habroptilus;*

celle groupant les espèces qui n'ont pas accédé à la phase volante, telles *Pinguinus impennis, Tachyeres pteneres, Centropelma micropterum* et *Nannopterum harrisi*. Chez ceux-ci l'aptérisme serait donc d'origine primaire.

L'hypothèse suivant laquelle les *Nannopterum harrisi, Pinguinus impennis, Centropelma micropterum* et *Tachyeres pteneres* sont caractérisés par un aptérisme primaire semble se confirmer lorsqu'on compare entre eux les groupes d'espèces réellement apparentées et ayant le même type de vol, mais dont l'un des groupes est ostensiblement meilleur voilier que l'autre. C'est le cas notamment des couples cités ci-après :

les *Phalacrocoracidae* et les *Anhingidae* (cf. VERHEYEN 1960, n° 25);

les *Picidae* et les *Ramphastidae* (cf. id. 1955, n° 51);

les *Upupidae* et les *Phoeniculidae* (cf. id. 1955, n° 92);

les *Bucerotinae* et les *Bucorvinae* (cf. id. 1955, n° 92), p. ex., où chaque fois les meilleurs voiliers sont cités en premier lieu. Ceux-ci possèdent en effet l'ulna relativement plus long que ceux cités en second lieu alors que dans les groupes comparés deux par deux, la longueur relative du 2me métacarpien est pratiquement la même.

CONCLUSION.

Nous sommes d'avis qu'il y a lieu de reconsidérer le problème de l'aptérisme et de distinguer parmi les oiseaux récents ceux qui n'ont jamais passé par une phase volante *(Sphenisciformes, Apterygiformes, Struthioniformes, Casuariiformes, Rheiformes, Nannopterum, Pinguinus, Centropelma* et *Tachyeres)* et chez lesquels l'aptérisme est primaire et ceux qui souffrent d'une réduction de l'ossature et de la musculature des membres antérieurs ainsi que de la ceinture scapulaire (*Strigops, Raphus,* et vraisemblablement aussi les *Ralliformes* aptères) chez lesquels l'aptérisme serait donc secondaire.

SUMMARY.

Osteometrical indices show that « apterism » within Carinates may have two origins. It is suggested that the flightless water-Carinates, caracterized by a relatively short ulna and with a second metacarpal of a nearly normal proportional length, have no flying ancestors and that the flightless land-Carinates, with both bones simultaneously reduced, principally the second metacarpal, are derivable from normal flying birds. Furthermore there is good evidence that the flightless condition has no significant influence on the relative length of the different long bones of the posterior limbs.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

FRIANT, M.

1946. *La ceinture scapulaire de l'Autruche. Considérations anatomiques et phylogénétiques.* (Rev. Zool. Bot. Afr.)

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.

1958. *Zur Morphologie und Ontogenese von Schultergürtel, Sternum und Becken von Struthio, Rhea and Dromiceius.* (Rev. Suisse Zool., 65, 3.)

LOWE, P. R.

1928. *Studies and observations bearing on the Phylogeny of the Ostrich and its allies.* (Proc. Zool. Soc. London.)

1944. *Some additional remarks on the Phylogeny of the Struthiones.* (The Ibis,86.)

VERHEYEN, R.

1955. *La systématique des Anseriformes basée sur l'ostéologie comparée.* (Bull. Inst. roy. Sc. Nat. Belg., n° 38.)

1955. *Contribution à la systématique des Piciformes basée sur l'anatomie comparée.* (Id., n° 51.)

1955. *Analyse du potentiel morphologique et considérations sur la systématique des Coraciiformes.* (Id., n° 92.)

1956. *Analyse du potentiel morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes.* (Id. n° 55.)

1957. *Analyse du potentiel morphologique et projet de classification des Columbiformes.* (Id., n° 3.)

1958. *Contribution à la systématique des Alciformes.* (Id., n° 45.)

1958. *Convergence ou paramorphogenèse. Systématique et phylogénie des Manchots, Sphenisciformes.* (Le Gerfaut, 1.)

1959. *Les Plongeons, Gaviae et les Grèbes, Podicipetides, dans les systèmes de classification.* (Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., n° 44.)

1960. *Les Pelecaniformes et le Paille-en-queue, Phaëthon.* (Id., n° 25.)

1960. *Les Kiwis, Apterygiformes, dans les systèmes de classification.* (Bull. Soc. Roy. Zool. d'Anvers, n° 15.)

1960. *Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Ratitae.* (Id., n° 17.)

1960. *Les Nandous, Rheiformes, sont apparentés aux Tinamous, Tinamidae.* (Le Gerfaut, 2.)

RIJKSUNIVERSITEIT TE GENT
INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.



AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21 rue de la Limite, Bruxelles-3